Über Hautknochenbildung bei Teleostiern und bei Amia calva

Inaugural-Dissertation

der

mathematischen und naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Kaiser Wilhelms-Universität Strassburg

zur

Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt von

Wilhelm Goetsch

Sonder-Abdruck

aus dem

Archiv für mikroskopische Anatomie

Bd. 86, Abt. I (für vergleichende und experimentelle Histologie und Entwicklungsgeschichte)

Verlag von Friedrich Cohen in Bonn

1915

Über Hautknochenbildung bei Teleostiern und bei Amia calva

Inaugural-Dissertation

der

mathematischen und naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Kaiser Wilhelms-Universität Strassburg

zur

Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt von

Wilhelm Goetsch

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

Sonder-Abdruck
aus dem
Archiv für mikroskopische Anatomie
Bd. 86, Abt. I (für vergleichende und experimentelle Histologie und Entwicklungsgeschichte)
Verlag von Friedrich Cohen in Bonn
1915

Meinen lieben Eltern.

Über Hautknochenbildung bei Teleostiern und bei Amia calva.

Von

Dr. Wilhelm Goetsch.

Hierzu Tafel XVIII und XIX und 3 Textfiguren.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Einleitung und Literaturübersicht 435
A. Schilder der Syngnathiden
1. Material und Bearbeitung 438
2. Entwicklung der Schilder bei Syngnathus acus 441
3. Entwicklung der Schilder bei Nerophis ophidion 445
4. Die fertigen Schilder der Syngnathiden 447
5. Zusammenfassung 449
B. Amia calva
1. Entwicklung der Schuppen 452
2. Zusammenfassung 458
C. Einige andere untersuchte Fische 459
Schlussbetrachtung 460
Tabelle über Beginn und Ende der Schuppenentwicklung 462
Literaturverzeichnis 463
Abbildungen . . . . . Tafel XVIII u. XIX

Einleitung und Literaturübersicht.

Die Frage nach der Entstehung der Fischschuppen hat seit langer Zeit die zoologische Forschung interessiert. Seit Agassiz in seinem Werk „Recherches sur les poissons fossils“ 1845 zum ersten Male wissenschaftliche Untersuchungen über Bau und Entstehung der Schuppen anstellte, haben sich viele Forscher mit dem Studium der Hautverknöcherungen bei den Fischen befasst, wie Mandl (1839 und 1840), Peters (1841), Vogt (1842), Leydig (1851 und 1854), Reissner (1859), Johannes Müller (1844), Williamson (1849 und 1851), Koelliker (1858), Gegenbauer (1864), Baudelot (1873) u. a., um nur die Bekanntesten anzuführen, bis O. Hertwig in seinen glänzenden Werken 1874 bis 1882 nach Zusammenfassung der bis dahin gefundenen Resultate und auf Grund seiner eigenen, vielseitigen

Untersuchungen an Vertretern fast sämtlicher Fischtypen eine neue Grundlage schuf. Hertwig leitet die Fischschuppen ab von den Placoidorganen des Selachier. Diese Hautzähne bestehen aus einer oberen, von der Epidermis abstammenden, harten homogenen Kappe von Kalksubstanz (Schmelz), aus zellenlosem, von radiäten Kanälen durchzogenem Dentin und einer flachen, von gewöhnlichem Knochengewebe gebildeten Basalplatte: das Dentin verdankt seine Entstehung einer Cutispapille, die sich nach oben in die Epidermis hinein vorwölbt, die Basalplatte wird durch Verknöcherung von Bindegewebslagen gebildet und durch sie die Befestigung im Integument herbeigeführt. In ähnlicher Weise wie die Placoidorgane untersuchte Hertwig auch die Schuppen von Ganoiden, insbesondere von Lepidosteus und Polypterus, und wies auch darauf hin, dass der Übergang der Ganoiden zu den Teleostiern durch die Amiaden vermittelt würde. Die typische Teleostierschuppe wurde zu seinen Untersuchungen nicht herangezogen, doch untersuchte er in ihrer Hautbekleidung abweichende Formen genauer und brachte sie mit den Selachiern in phylogenetischen Zusammenhang. „Placoidschuppe der Selachier, die Hautzähne der Siluriden, sowie die Hautstacheln der Acipenseriden sind homologe Gebilde, und zwar lassen sich letztere von ersteren ableiten."

Seine Ansicht, die Schuppen von Ganoiden und Teleostiern, die Stacheln oder Zähnchen aufweisen, seien durch Zusammenwachsen von soviel Placoidorganen entstanden, als sie Spitzen zeigten, blieb nicht unwidersprochen; so trat ihm hierin Gegenbaur entgegen, der die Ansicht vertrat, die Einheit sei auch durch die Form der rhombischen Platten fortgesetzt. Dass durch ein derartiges Zusammentreten von vielen Anlagen manche Hautstacheln ihren Ursprung nehmen, hat kürzlich Hase bei seinen Untersuchungen über Cyclopterus gezeigt und hierin eine Bestätigung der Hertwigschen Meinung gebracht.

Auf der von Hertwig geschaffenen Grundlage wurde in der folgenden Zeit weiter gearbeitet; so schloss sich Hofer seinen Ausführungen an, indem er Cycloid- und Ctenoidschuppen den Placoid- und Ganoidschuppen homolog setzte, und auch Klaatsch steht in seiner ersten Arbeit noch völlig auf Hertwigscher Grundlage, wenn er ihm auch in vielen Einzelheiten widersprach. Er führte den Namen Skleroblasten für die die Hartsubstanz der Schuppe liefernden Zellen in die Literatur ein, und setzt „die

Teleostierschuppe der Placoilschuppe homodynam. Sie entspricht der Basalplatte und zwar dem oberflächlichen Teil derselben.“ Später kam Klaatsch auf Grund neuer Untersuchungen zu anderen Resultaten; er glaubt, dass die schuppenbildenden Zellen, „die Skleroblasten“ nicht der Cutis, sondern der Epidermis ihre Entstehung verdanken. Seit dieser Zeit ist die Frage nach der Herkunft der Skleroblasten der Kardinalpunkt bei den Untersuchungen über Schuppenentwicklung, und es begann sofort eine heftige Polemik gegen Klaatsch, in der Szily (1907) und Maurer (1895) für ein Überwandern der Epidermiszellen und ihr Zusammentreten zum Schuppenkeim, andere, wie Rabl (1894), Roese (1897) und Harrison (1895) aufs entschiedenste dagegen auftraten: „Die gewonnenen Resultate seien nur auf Grund von Beobachtungsfehlern gewonnen; entweder dadurch, dass die Objekte beim Schneiden schräg getroffen seien, oder aber es hätten Verschiebungen von Zellen oder Unterbrechungen der Grenzschicht zwischen Epidermis und Cutis stattgefunden. Zwischen Ektoderm und Mesoderm bestünden immer scharfe Grenzen.“

Mit diesen Arbeiten, besonders denen von Klaatsch, werde ich mich im Laufe meiner Untersuchungen noch öfter zu beschäftigen haben, desgl. mit den Autoren jüngsten Datums: Kasanzeff, der in einer vorläufigen Mitteilung bekannt gibt, dass bei Syngnathus acus die ersten Verknöcherungen nicht von mesodermalen Teilen der Haut, sondern von der Epidermis ihrer Entstehung nehmen; Grunelius, der bei Cyprinus die Schuppenentwicklung untersuchte und eine Beteiligung des Ectoderms nicht nachweisen konnte, und endlich Hase, der das Schuppenkleid der Teleostier einer Untersuchung unterzog und in einer zweiten Arbeit eine Art „Monographie des Hautpanzers von Cyclopterus lumpus“ gibt. Letzterer hat auch einen guten geschichtlichen Überblick, sowie eine ausgezeichnete Aufzählung sämtlicher hier in Betracht kommender Literatur zusammengestellt, sodass eine weitere Anführung aller in dies Bereich fallender Arbeiten nicht gegeben werden soll.

Eine vollständige Klärung der Schuppenfrage ist bis jetzt noch nicht erreicht und wird sich auch erst dann erreichen lassen, wenn noch viele Einzeluntersuchungen über die Ontogenese der verschiedenartigen Hartgebilde geliefert worden sind. Besonders sind hier die atypischen Formen zu untersuchen, die verschieden-

artigen Hautverknöcherungen, Stacheln und Schilder, wie sie bei vielen Arten vorkommen. Ich kann hierin der Ansicht, die Hase in den einleitenden Bemerkungen seiner Cyclopterusarbeit ausspricht, nur beistimmen. Wenn erst noch eine Reihe derartiger Formen genau untersucht ist, wird die „Schuppenfrage“ zu einem befriedigenden Abschluss kommen können.

So soll auch in folgender Darstellung meiner Beobachtungen hauptsächlich Tatsachenmaterial gebracht werden über die Entstehung der Hautverknöcherungen bei einigen atypischen Formen: über die Schuppenentwicklung von Amia calva, einem „Ganoiden“ mit Cycloidschuppen, und über die Vorgänge bei der Bildung der Hautschilder der Syngnathiden. Über beide Formen ist bis jetzt in der Literatur nur wenig zu finden, was ihre Hautbekleidung betrifft. Hofer erwähnt zwar, dass er Amia untersucht habe, gibt aber keine genauen Resultate an; und über Syngnathus acus hat zwar Kasanzeff in seiner Mitteilung einige Angaben gemacht, die aber so unbefriedigend sind, dass eine erneute Untersuchung gerechtfertigt erschien. Verschiedene andere Fische wurden noch zur Untersuchung herangezogen, um für einige Fälle eine Bestätigung früherer Beobachtungen zu erhalten.

A. Schilder der Syngnathiden.

1. Material und Bearbeitung.

Zu meinen Untersuchungen über die Vorgänge bei der Entstehung der Hautschilder benützte ich Embryonen von Syngnathus und Nerophis, die mir von Herrn Professor Goette in dankenswerter Weise zur Verfügung gestellt waren; es waren dabei Teile desselben Materials, an dem Kasanzeff s. Zt. seine Untersuchungen machte. Die meisten Präparate dagegen stellte ich her von Material, das ich mir bei meinem Aufenthalt in der zoologischen Station in Neapel selbst sammeln konnte; den Herren der Station, die mir hierbei behilflich waren, möchte ich an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aussprechen für ihre Unterstützung.

Die Tiere waren meist mit Sublimat konserviert, dem etwas Eisessig beigefügt wurde, doch wandte ich auch andere Konservierungsmittel an, wie Zenkersche und Flemmingsche Lösung, die beide gute Resultate lieferten; ferner erwies sich Picrinsäure als besonders günstig für gewisse Untersuchungen. Das von Professor Goette mir zur Verfügung gestellte Material, über dessen Kon-

servierung mir nichts bekannt ist, war sehr stark gekrümmt und eingerollt; man konnte meist nur ein kleines Stückchen davon untersuchen, da die kleinsten, nur etwa zwirnsfadendicken Tierchen so um den Dottersack herumgewickelt sind, dass nur kleine Teilchen sich für Schnitte brauchbar erwiesen. Um derartige Aufrollung zu vermeiden, wurden die von mir selbst gesammelten Tiere vor der Konservierung erst mit Kokain betäubt und gerade gerichtet, eine Methode, die meist den gewünschten Erfolg hatte.

Zum Färben benützte ich Borax-Carmin, Haematoxylin, Haemalaun u. a. der gebräuchlichsten Farbstoffe: gute Bilder ergaben Doppelfärbungen, von denen

Borax-Carmin + Bleu de Lyon
Hämalaun + Orange G
Hämalaun + Eosin

mit besonderes gutem Erfolg angewandt wurden; vor allem erwies sich Schnittfärbung mit Hämalaun + Orange G als praktisch, da die ersten Ablagerungen von Hartsubstanz dann durch die gelbe Farbe deutlich hervortraten. Eine Vorfärbung der Tiere mit Bleu de Lyon war nötig, um die Objekte im Paraffin nicht zu verlieren und um die Orientierung zu ermöglichen. Geschnitten wurden die in Paraffin eingebetteten Stücke mit einem Reichertschen Microtom; die Schnittstärke betrug fast durchgängig 6 μ. Entkalkung erwies sich bei den Embryonen als unnötig; nur bei schon beinahe ausgewachsenen Tieren und Schnitten durch fertige Schilder wurde mit Chromsäure oder einer Salpeterlösung entkalkt, die nach der Grösse der Tiere in verschiedener Stärke angewandt wurde.

Wie immer bei Schnitten durch Embryonen erwies sich der Dotter als Störung und zerriss leicht die ganzen Stücke. Um dies zu vermeiden, nahm ich Teile des Tieres, die dotterfrei waren, also Teile hinter dem After. Das zwischen After und Rückenflosse liegende Stück des Körpers eignete sich für die Untersuchung am meisten und wurde daher auch am häufigsten benützt; es war nie so stark eingekrümmt und dotterfrei, auch erleichterte die Rückenflosse die Orientierung. Ausserdem reichen die Seitenschilder, von denen man die besten Längsschnitte machen kann, gerade bis hierher. Im Schwanzteil fehlen sie, sodass ein Schnitt durch den Rumpf eines erwachsenen Tieres siebeneckig, durch die Schwanzregion dagegen fünfeckig erscheint.

Die kleinsten Embryonen, die von mir untersucht wurden, hatten eine Grösse von 5—6 mm bei Syngnathus und von 4 mm bei Nerophis. Doch ist damit keineswegs gesagt, dass die Schuppenanlagen bei den kleinsten Tieren auch die geringste Entwicklung zeigten; ich fand im Gegenteil, dass die Grösse hierfür nur in geringem Maße einen Fingerzeig bot. Bei kleineren Exemplaren war die Anlage häufig schon fortgeschrittener als bei grösseren, auch wenn derselbe Körperteil zur Untersuchung vorlag; das Ergebnis war also ähnlich, wie es Hase bei seinen

Untersuchungen über Cyclopterus beschrieben hat. Dagegen waren bei gleichalten Tieren die Schuppen auch gleich weit entwickelt: die Jungen aus der Bruttasche ein und desselben Männchens zeigten fast durchgängig dasselbe Stadium, auch wenn sie in der Grösse Differenzen bis zu mehreren mm aufzuweisen hatten. Beiläufig möchte ich noch erwähnen, dass die Syngnathiden durch ihre so frühe, schon bei Embryonen von 6 und 4 mm Grösse einsetzende Schuppenentwicklung hierin den Selachiern näher zu stellen sind, als den Teleostiern. Bei den typischen Teleostiern beginnt die Entwicklung der Schuppen erst bei Tieren, die den Dottersack bereits vollständig verloren haben, bei den Selachiern dagegen finden sich schon viel früher fertig ausgebildete Hautzähne. Am Schlusse der Arbeit habe ich eine kleine Tabelle zusammengestellt über einsetzende Schuppenentwicklung, aus der man Beispiele hierfür entnehmen kann.

Am einzelnen Tier sind die Ausbildungen der Schilder meist auf gleicher Stufe der Entwicklung: nach dem Kopf zu pflegt allerdings die Ausbildung etwas weiter zu sein, doch hindert wiederum der grosse Dottersack in der vorderen Region das Wachstum, sodass meist nur minimale Grössenunterschiede anzutreffen sind. Diese Tatsache erschwert natürlich die Untersuchung etwas, da man hierdurch gezwungen ist, viel mehr Material zu schneiden, als bei anderen Formen, bei denen man auf einem Tier verschiedene Entwicklungsstadien antreffen kann. Nimmt man noch hinzu, dass, wie oben erwähnt, die Embryonen aus der Bruttasche ein und desselben Männchens die gleiche Ausbildung der Schuppen zeigen, so wird man leicht einsehen, dass man viele Bilder der gleichen Entwicklungsstufe finden, dagegen nur schwer eine vollständige Reihe aufstellen kann. Es ist mir daher auch leider nicht gelungen, alle Stadien bei derselben Art anzutreffen; dagegen war ich in der Lage, das Fehlende der einen Art bei der andern in schönster Vollendung zu finden, sodass doch eine beinahe lückenlose Reihe von Schnittserien vorliegt, und ich bei der Beschreibung der einen Art auf die andere hinweisen kann, soweit Lücken im Entwicklungsgang auftreten. Wenn ich trotz beinahe parallelen Verlaufs der Schilderentstehung jede Art einzeln beschreibe, so liegt das daran, dass eine gleichzeitige Beschreibung mit ihren immerwährenden Vergleichen, resp. Feststellungen der Unterschiede, die natürlich trotzdem vorhanden

sind, die Darstellung nicht so übersichtlich machen würde. Es folgt daher erst eine Übersicht über Syngnathus, dann über Nerophis, von dem mir lange nicht so viel Material zur Verfügung stand, sodass ich hierüber mehr ergänzend berichten werde.

2. Entwicklung der Schilder bei Syngnathus acus.

Bei den Embryonen von Syngnathus besteht die Epidermis aus 2 Lagen von Zellen, die eine längliche oder ovale Form haben und ziemlich regellos nebeneinander liegen, im allgemeinen der Längsrichtung des Tieres folgend (Fig. 1a). Gegen das Bindegewebe ist die Epidermis abgeschlossen durch eine Basalmembran, unter der eine mehr oder weniger deutlich wahrzunehmende klare, beinahe zellfreie Schicht, von Kasanzeff nach Klaatsch „Grenzzone" genannt, ein Gebilde, dem ich indessen nicht eine so grosse Ausbreitung und Bedeutung einräumen möchte, wie es Kasanzeff tut. Es ist diese „Grenzzone" der oberste Teil der Cutis, der, nach oben durch die Basalmembran von der Epidermis geschieden, nach unten dagegen allmählich ins Bindegewebe übergehend, bald mehr, bald weniger sichtbar ist oder ganz fehlt; in diesem Falle treten die Zellen des Bindegewebes direkt an die Basalmembran heran. Diese grosse Unregelmässigkeit lässt auch auf keine besondere Wichtigkeit schliessen, mehr noch die von mir gemachte Beobachtung, dass die Konservierung auf die Sichtbarkeit dieser Schicht einen Einfluss hat. Sie fehlt nämlich oder ist nur sehr wenig zu sehen bei Tieren, die mit Picrinsäure abgetötet sind, findet sich dagegen fast stets, wenn mit Sublimatgemischen konserviert worden war: dies wird wohl auch bei dem Material der Fall gewesen sein, das Kasanzeff zu seinen Untersuchungen benützte. Wie erwähnt, hatte ich Reste von diesem Material zur Verfügung und fand auch hier stets eine „Grenzzone" in grosser Ausdehnung. Solche durch Abhebung oder Quellung entstandene helle Streifen kamen auch bei späteren Stadien häufig vor. Ich werde weiter unten noch einmal hierauf zu sprechen kommen.

Unter der oben erwähnten deutlichen Grenze der Epidermis, der Basalmembran, sowie der „Grenzzone" beginnt das eigentliche Bindegewebe, eine wenig ausgebreitete Schicht indifferenter Zellen, noch ohne Fibrillenbildung; am oberen Rande nach der Epidermis zu hingegen treten bei Beginn der Schuppenentwicklung eine Reihe

Cutiszellen besonders hervor, dieselben, die Kasanzeff beschrieb, ohne ihre spätere Bedeutung zu erkennen. Sie sind rundlich oder auch cubisch geformt und besonders deutlich zu erkennen unterhalb der Veränderungen, die in der Epidermis auftreten und den Beginn der Schilderentwicklung darstellen. Die Zellen der unteren Epidermisschicht nämlich werden an den Stellen, an denen später die Schilder liegen, zunächst grösser und gehen von länglicher Form in eine rundliche über; dann nehmen sie eine mehr spindelförmige Gestalt an, die senkrecht zur Längsrichtung des Tieres steht, sodass durch diese ihre Lage der untere Teil der Epidermis nach innen eine Vorbuchtung von länglich halbrunder Form erleidet. Diese kommt dadurch zu Stande, dass in der Mitte grössere Zellen stehen als an den Rändern, wo sie unmerklich in die gewöhnlichen unteren Epidermiszellen übergehen (Fig. 1). Im weiteren Verlauf der Entwicklung entsteht durch Auseinanderweichen der beiden Epidermisschichten an dieser Stelle ein feiner Spalt, der sich nach und nach vergrössert und schliesslich ein linsenförmiges Gebilde der unteren Schicht abschnürt (Fig. 2). An den Rändern bleibt dies Gebilde mit der Epidermis noch verwachsen, bildet also noch vollständig einen Teil von ihr, wie sich sowohl auf Längs- wie Querschnitten gut erkennen lässt. Später wird die Verbindung immer dünner und ist dann häufig nur mit stärkeren Systemen gerade noch zu erkennen.

Der durch den Spalt abgetrennte Zellkomplex wird nun nach und nach grösser und verändert auch etwas seine Gestalt; er wird gestreckter, seine Zellen teilen sich, so dass sie kleiner werden und nun auch in mehr als einer Schicht sich vorfinden. An seinem höchsten Punkt finden wir manchmal eine kleine Erhebung, hervorgerufen durch helle Vacuolen der Zellen, die auch Kasanzeff fand.

Es kommt nunmehr zur Ablösung des Komplexes, die damit beginnt, dass am vorderen Ende, also dem nach dem Kopf des Tieres zu gewandten Teil, die Verbindung mit der Epidermis aufgegeben wird, während am entgegengesetzten Ende der Zusammenhang bestehen bleibt und sich sogar noch etwas verstärkt. Der Komplex beginnt sich nun hinabzuschieben, dem Bindegewebe entgegen, wie Fig. 3 deutlich zeigt. Wir sehen auf diesem Bilde ferner, wie die oben erwähnte obere Zellreihe der Cutis mit der

Spitze des Komplexes in Verbindung tritt; ihre Zellen beginnen sich in die entstehende Öffnung der Epidermis hineinzuschieben.

Den weiteren Verlauf der Entwicklung suchte ich bei Syngnathus vergeblich zu ermitteln. Es trat hier, wie oben erwähnt, störend zu Tage, dass ich wohl Embryonen verschiedenster Grösse, aber aus der Bruttasche nur weniger Männchen zur Verfügung hatte. Es fehlten daher Übergänge zwischen dem beschriebenen Zustand und dem folgenden fast ganz; die Embryonen des einen Männchens zeigten alle den Komplex noch beinahe ganz in der Epidermis steckend ohne eingewachsenes Bindegewebe, die der anderen die ganz abgelösten und vom Bindegewebe überwachsenen Teile. Meine folgenden Angaben beruhen daher hauptsächlich auf Analogieschlüssen aus Beobachtungen an Nerophis, wo ich gerade die mir fehlenden Übergänge gut finden und zeichnen konnte.

Der aus der Epidermis stammende Teil der Hautschilderanlage von Syngnathus wächst bei fortschreitender Entwickelung immer tiefer ins Bindegewebe hinein, während die rundlich bis cubisch geformten Zellen der oberen Cutis weiter vordringen und den Komplex nach und nach völlig ablösen; ein Zusammenhang mit der Epidermis bleibt aber doch noch einige Zeit zu erkennen, und es sind noch kleine Zusammenhangsstreifen oder wenigstens abwandernde Zellen zu konstatieren bei Embryonen bis zu 14 mm Länge. Einen derartigen Fall stellt Fig. 4 dar; leider hatte sich hier, wie bei den meisten Schnitten durch Embryonen dieser Grösse, die Epidermis von der Cutis durch eine Spalte abgetrennt (vergl. Fig. 5 oben und 6); wie oben erwähnt schreibe ich dies der Konservierung zu. Gerade durch diese Ablösung aber sind die abwandernden Zellen deutlich zu erkennen, da sie in den entstehenden leeren Raum hineinragen und da man auf der Oberseite ihre feste Verbindung mit der Epidermis gut erkennen kann, sowie auch die Stelle, an der sie in das Corium eintreten.

Manchmal sind auch einzelne Zellen eines abwandernden Haufens getrennt worden, wodurch noch deutlicher zum Ausdruck kommt, dass hier ein Herüberwachsen vorliegt. Über derartigen Abwärtswucherungen ist die Epidermis häufig verdickt; wir finden sie dann nicht wie sonst in zwei Lagen angeordnet, sondern die hier grösser und blasig aussehenden Zellen liegen in mehreren Reihen übereinander und sind nach aussen zu Haufen und Er-

höhungen zusammen getreten; bei älteren Stadien verschwinden sie wieder, waren also wohl Material, das aufgebraucht wurde.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung beginnt zwischen den beiden Teilen der Schildanlage, deren unterer, von der Epidermis stammende Teil nunmehr jede Verbindung mit seiner ihn liefernden Schicht aufgegeben hat, die erste Hartsubstanz aufzutreten, und zwar gehen die Ablagerungen von den aus der Cutis stammenden Zellen aus. Diese Zellen sind bei Syngnathus nicht so deutlich differenziert wie bei Nerophis. Sie werden nicht so ausgesprochen spindelförmig und stellen sich auch nicht so senkrecht, sondern liegen mehr flach der von ihnen ausgeschiedenen Hartsubstanz an (Fig. 5). Der abgetrennte Epidermiskomplex ist durch einen freien Spalt von den Ablagerungen getrennt, er nimmt also nicht an der Abscheidung teil, die somit lediglich ein Produkt der Cutiszellen darstellt. Die Grenzen zwischen den beiden Schichten der Anlage sind übrigens häufig nur schwer zu sehen; ohne ein genaueres Studium der vorhergehenden Zustände, die besonders Nerophis zeigt, könnte man sehr leicht zu der auch von Kasanzeff angenommenen Meinung kommen, man hätte einen zusammenhängenden, mit einer Spalte versehenen Zellkomplex vor sich und nicht zwei gänzlich verschieden entstehende Schichten.

Beide Teile beginnen sich nunmehr in die Länge zu ziehen. Der abgetrennte Epidermiskomplex wird hierdurch, da er ja kein neues Material mehr empfängt, dünner (Fig. 6), sodass sich seine Zellen schliesslich zu einer Reihe auseinanderziehen und durch diese neue Lagebeziehung auch ein epithelartiges Aussehen erhalten; sie werden erst rundlich und zeigen sich schliesslich auf den Schnitten nur noch als eine dünne Schicht viereckig- oder länglich-rechteckiger Zellen, die den Knochenplatten eng anliegen (Fig. 7—9). Sie werden dann nach und nach immer kleiner und verschwinden schliesslich völlig, ohne dass ich von ihnen eine Abscheidung von Hartsubstanz konstatieren konnte.

In einigen Fällen war allerdings manchmal ein feiner Strich auf der Oberfläche des Epidermiskomplexes zu sehen; doch konnte ich diese Bildung niemals mit Sicherheit als Schmelz oder Schmelzoberhäutchen identifizieren.

Die mesodermalen Zellen fahren nun fort, an ihrem unteren Teil die Hartsubstanz in dünnen Lagen abzusondern, sodass man

auf Schnitten eine Reihe paralleler Streifen sehen kann (Fig. 7) In der Mitte wird der Verlauf dieser parallelen Streifen etwas gestört, wie auch Kasanzeff beobachtete. Die Schichten erscheinen nämlich hier etwas vorgebuchtet und setzen sich auch in den Zapfen fort, der jetzt in einer dichten Zellanhäufung seine Entstehung nimmt, auch eine Beobachtung, die bei Nerophis deutlicher zu sehen ist als bei Syngnathus. Wie im Mittelpunkt, ist auch an den Enden der Plättchen reichliches Zellmaterial zu beobachten, das die Platte durch neue Abscheidungen rasch wachsen lässt, rascher, als das Wachstum des Tieres vor sich geht, so dass sich die Platten übereinander schieben müssen. Wie schon Kasanzeff beschreibt, schieben sich nun nicht die vorderen Platten mit ihrem Endteil über den Anfang der nächsten, sondern in einer den übrigen Fischen ganz entgegengesetzten Weise die hinteren über die vorderen, wie es Fig. 9 zeigt.

So kompliziert die Vorgänge bei der Genese der primären, unteren Schicht der Hautschilder von Syngnathus waren, so einfach gestaltet sich ihre Weiterentwicklung. Es treten neben dem ersten mittleren Zapfen oder Kamm, wie man ihn bei seinem Breiterwerden besser bezeichnen muss, an den Seiten weitere Erhebungen auf in der erwähnten Weise (Fig. 9 rechts), ausserdem aber entwickeln sich auch sonst noch überall im Bindegewebe, besonders häufig dicht unter der Epidermis, zwischen Anhäufungen neuer Bindegewebszellen neue Verknöcherungen. Sie haben meist die Form dünner Bälkchen, die nach und nach grösser werden und dann unter Aussendungen von Fortsätzen mit den zuerst gebildeten Teilen in Verbindung treten (Fig. 9). Sie lassen mit Zellen erfüllte Hohlräume zwischen sich, nehmen ebenso wie die untere Platte an Grösse zu und stellen allmählich die fertigen Hautschilder her, über deren Form und Zusammensetzung noch einige Worte zu sagen sind; zunächst möchte ich jedoch über die Beobachtungen berichten, die ich an Nerophis ophidion zur Ergänzung der bei Syngnathus fehlenden Stadien machte.

3. Entwicklung der Schilder bei Nerophis ophidion.

Die ersten Anzeichen beginnender Schuppenentwicklung finden wir bei Nerophis an Embryonen von etwa 4 mm Länge. Die Epidermis dieser Embryonen ist verhältnismässig dünner als bei denen von Syngnathus. Sie besteht aus 1—2 Reihen lang-

gezogener Zellen. Die dem Mesoderm zugewandten Zellen werden an der Stelle der künftigen Schilder, also stets in der Mitte eines Muskelsegments, grösser: sie gehen aus der länglich gestreckten Form zunächst in eine runde, dann mehr elliptische über und stellen sich dann senkrecht. Sie bilden auf diese Weise eine Vorwölbung gegen das Mesoderm, während die äußere Schicht der Epidermis zunächst in gerader Linie verläuft und erst nach und nach eine Wölbung nach aussen bekommt. Die beiden Schichten weichen dann etwas auseinander und lassen zwischen sich in der Mitte einen feinen Spalt entstehen, der nach und nach grösser wird, sich nach den Seiten zu verlängert und schliesslich ein linsenförmiges Gebilde abschnürt, das aber an den Rändern eine Verbindung mit der Epidermis besitzt. Ein heller Streifen, die bei Syngnathus erwähnte „Grenzzone", trennt auch hier bei den ersten Entwicklungsstadien in derselben Weise die Epidermis vom Bindegewebe, in dem wir ebenso wie bei Syngnathus eine Reihe von Zellen an der dem hellen Streifen der „Grenzzone" zugewandten Teil finden. Diese Zellen unterscheiden sich auch bei Nerophis deutlich durch ihre rundliche bis cubische Form von den andern Mesodermzellen. Der durch den Spalt abgetrennte Teil der Epidermis erleidet nun einige Veränderungen: er wird grösser, die Zellen teilen sich, sodass wir jetzt nicht mehr die regelmässige, elliptische Form der Zellen antreffen, sondern einen mehrschichtigen Komplex unregelmässig gebauter Zellen, die nur an den Stellen, an denen eine Verbindung mit der Epidermis besteht, ihre frühere Gestalt erkennen lassen. Die Verbindung mit der Epidermis beginnt sich nun zu lösen und zwar tritt diese Abtrennung auf der vorderen Seite zuerst ein, während hinten längere Zeit ein Zusammenhang besteht, der noch Verstärkung und Verbreiterung gewinnen kann (Fig. 10). Der Zellkomplex beginnt nun zu wachsen und schiebt sich nach unten und hinten gegen das Mesoderm zu vor. Durch sein vergrössertes Wachstum wird auch die obere Reihe der Epidermis mit in die Höhe gehoben, sodass sich zuerst eine kuppelartige Erhöhung bildet, die später noch nach hinten zu verschoben wird und dann Bilder zeigt, wie in Fig. 10 und 11 zu sehen sind.

Mit der Spitze des in das Mesoderm vorwachsenden epidermoidalen Zellkomplexes tritt die Reihe der obenerwähnten rundlich oder cubisch geformten Zellen in Verbindung. Die Mesoderm-

zellen beginnen nun in den entstandenen Spalt einzuwachsen; in den Schnitten der Fig. 10 und 11 sehen wir deutlich Stadien der fortschreitenden Einwachsungen, vom Einwandern der Zellen an (Fig. 10 links) sehen wir ihr weiteres Vordringen (Fig. 10 rechts) und Umwachsen des Zellkomplexes (Fig. 11), der hierdurch beinahe vollständig von der Epidermis losgelöst wird; nur ein ganz schmaler Streifen bleibt noch längere Zeit bestehen und lässt Material in den Zellkomplex einwandern, der jetzt seine grösste Ausdehnung erreicht hat und häufig auch nach hinten zu noch eine kleine Spitze vorwachsen lässt (Fig. 11 links).

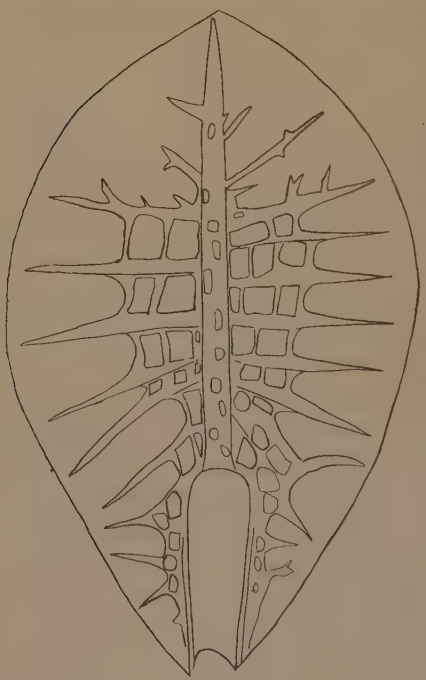
Die eingewanderten Bindegewebszellen beginnen darauf ihre Form zu verändern; sie werden länglich, spindelförmig und stellen sich senkrecht zur Oberfläche des Zellkomplexes, der jetzt auch gewöhnlich die letzte Verbindung mit der Epidermis verliert; doch ist eine solche in vielen Fällen noch zu erkennen, auch dann noch, wenn schon Hartsubstanz abgelagert wird, wie es jetzt von den eingewanderten Mesodermzellen geschieht (Fig. 11). Am basalen Teil der spindelförmigen eingewanderten Mesodermzellen, also zwischen dem epidermoidalen und mesodermalen Teil der Schuppenanlage, bemerken wir das Auftreten einer ganz dünnen Platte von Hartsubstanz; sie liegt den spindelförmigen Zellen eng an, und ist meist durch einen kleinen Zwischenraum von dem Epidermiskomplex getrennt, sodass seine Herkunft aus Mesoderm nicht zweifelhaft sein kann (Fig. 11 rechts). Ein noch besserer Beweis hierfür ist ein gleichzeitig in Verbindung mit der Hartsubstanz gebildeter Zapfen, der inmitten der Mesodermzellen seine Entstehung nimmt, die ihn ganz einhüllen und an seiner Bildungsstelle, dem höchsten Punkt der ganzen Anlage, nicht so deutlich die Spindelform zeigen (Fig. 12).

Nach dem Auftreten von Hartsubstanz beginnt der epidermoidale Teil der Anlage an Grösse abzunehmen; seine spätere Entwicklung, sowie die weitere Fortbildung der Schilder wird wohl ähnlich sein, wie bei Syngnathus. Untersuchungen konnte ich leider nicht darüber machen, da ich kein Material mehr bekommen konnte.

4. Die fertigen Schilder der Syngnathiden.

Die äussere Form der Syngnathidenschilder hat Schaeff in seiner Arbeit über das Integument der Lophobranchier aus-

führlich besprochen; er hat die einzelnen Arten der Rücken-, Seiten- und Bauchschilder genau beschrieben, sowie die verschiedenen Abänderungen, die eine Befestigung mit einander, eine Bildung der Bruttasche etc. herbeiführen. Ich konnte seine Beobachtungen nur bestätigen; und um eine Wiederholung zu vermeiden, werde ich nur über die Grundform der Hautschilder einige Worte sagen, ohne auf die speziellen Anpassungen näher einzugehen. Bei jüngeren Tieren ist die Form der Schilder länglich oval, auf ihrem längsten Durchmesser, der mit der Längsrichtung des Tieres zusammenfällt, ist stets ein Kiel vorhanden, von dessen Mittelpunkt nach jeder Seite hin je eine Rippe ausgeht. Diese zwei sich kreuzenden Kämme sind die auf der Oberseite der Schilder zuerst auftretenden Erhebungen, die sich im Anschluss an den zuerst entstehenden Zapfen im Zentrum der Platte entwickeln. Der Zapfen, der trotzdem die sich kreuzenden Leisten überragt und einige Zeit sogar die Epidermis durchbricht, wird später wieder reduziert und ist auf fertigen Schildern nicht mehr anzutreffen. Neben dem ersten Paar entwickeln sich dann noch eine ganze Reihe weiterer paralleler Rippen, die auch durch Querfortsätze mit einander in Verbindung treten können und von den fertigen Schildern ein Bild liefern, wie es Textfig. 1 zeigt. Wir sehen hier ausserdem am unteren Ende noch eine Rille, die mit entsprechenden Zapfen der anliegenden Schilder eine festere Verbindung des Hautpanzers herstellt.



Textfig. 1.
Syngnathus acus. Hautschild.

Ihrer Zusammensetzung nach bestehen die Syngnathidenschilder aus Knochengewebe. Wie schon bei der Entstehung beschrieben ist, treten zu

den zuerst gebildeten unteren Plättchen weitere Verknöcherungen hinzu, die mit den ersten verschmelzen, aber überall Hohlräume zurücklassen, in denen Zellen und Zellkomplexe zurückbleiben, so dass die fertigen Hautschilder gänzlich von zellerfüllten Hohlräumen durchsetzt sind (Fig. 14). Der basalen, zuerst entstandenen Platte bleibt manchmal noch eine gewisse Selbständigkeit vorbehalten, so dass sie bei halberwachsenen Tieren, wie es Kasanzeff beschreibt, als besonderer Bestandteil erscheinen und sich auch auf Schnitten von den oberen Teilen abspalten können (Fig. 13). Doch besteht sie aus demselben Material, wie die übrigen, später entstehenden Teile; sie unterscheidet sich weder im Aussehen von ihnen, noch im chemischen Verhalten: in gleicher Weise wie die sekundär gebildeten Verknöcherungen wird sie durch Hämatoxyline nur sehr schwach, durch Plasmafarbstoffe, besonders Orange G und Eosin sehr stark tingiert. Bei älteren Schildern bildet sie dann einen untrennbaren Teil der Gesamtplatte und ist fest mit den übrigen Teilen verbunden, sodass auch eine Grenze zwischen ihnen nicht mehr zu sehen ist (Fig. 14).

Die Schilder der Syngnathiden sind demnach Platten aus richtigem Knochengewebe; Differenzierungen, wie man sie dem Dentin, Hyalodentin u. a. m. an die Seite stellen könnte, fehlen völlig. Auch eine Schmelzabsonderung konnte ich nicht mehr nachweisen (wie aus der Entwicklungsgeschichte hervorgeht), trotzdem die Epidermis in so grossem Maße bei der Ontogenese der Schilder Veränderungen unterworfen ist.

Die Befestigung der Schilder in der Cutis geschieht durch Bindegewebsfasern, die sich in die Höhlungen hinein fortsetzen und so an die Befestigung der Basalplatten im Integument erinnern. Neben dieser Anheftung kommt noch eine zweite Art der Befestigung vor, die zur Verbindung der Schilder untereinander dient. Schaeff beschreibt diese elastischen, bindegewebigen Bänder genauer und setzt sie den Zwischenschuppenbändern der Siluroiden gleich.

5. Zusammenfassung.

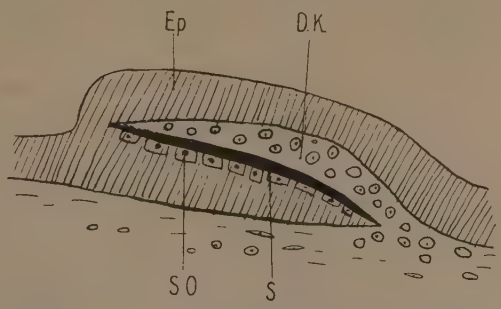
Ich muss hier noch einmal auf die Kasanzeffschen Beobachtungen zurückkommen. Nach seinen Angaben teilt sich der von der Epidermis abgetrennte Komplex der Fläche nach und in

dem entstehenden Spalt tritt die erste Hartsubstanz auf. Da Kasanzeff nicht die Übergänge beobachtete, wie ich sie bei Nerophis fand, ist ihm entgangen, wie die ursprünglich unter dem Epidermiskomplex liegenden Zellen allmählich sich über ihn legen und von ihnen aus, also aus mesodermalen Elementen die Hautschilder entstehen. Nach seinen Angaben hätten wir es bei Syngnathus mit einer gänzlich abweichenden Art der Entwicklung zu tun gehabt, ohne auch nur im geringsten an andere Entstehungsformen anknüpfen zu können.

Ein Vergleich mit anderen Schuppenbildungen kann allerdings auch bei meinen Beobachtungen nicht so ohne weiteres gezogen werden, da die Vorgänge, die zur Entstehung der Syngnathidenschilder führen, besonders in ihrem Anfangsstadium viele Besonderheiten aufzuweisen haben. Die Epidermis ist in weitem Maße Veränderungen unterworfen, in einem Umfange, wie es sonst nur bei Selachiern vorkommt. Und an ähnliche Bildungen, wie sie die Placoidorgane darstellen, lassen sich auch die Syngnathidenschilder am ehesten anschliessen: besonders auf Bildern, wie sie in Fig. 10 gezeigt sind, kann man eine Ähnlichkeit nicht verkennen. Wir sehen hier eine allerdings modifizierte Papille in der Art, wie sie bei Hautzahnbildungen vorkommt. Eine direkte Ableitung von ihr ist natürlich nicht möglich, da besonders bei der Entstehung grosse Verschiedenheiten vorkommen. Zunächst sind es nicht Elemente des Bindegewebes, die durch ihr Wachstum die Epidermis in die Höhe heben und in ihr eine Vertiefung herstellen, sondern im Gegenteil, die Epidermis lässt durch die beschriebenen Vorgänge in sich einen Spalt entstehen, in den dann die Bindegewebszellen hineinwachsen. Doch darf auf eine derartige zeitliche Verschiebung meiner Meinung nach kein zu grosses Gewicht gelegt werden, da derartige Fälle häufig genug vorkommen (z. B. bei der Haarbildung etc.). Es lässt sich ja auch bei der Papillenbildung der Selachierzähne nur schwer sagen, ob die Cutis ein Zurücktreten der Epidermis veranlasst oder umgekehrt das Zurücktreten der Epidermis ein Heraufwachsen der Cutis.

Zu einer direkten Beteiligung der Epidermis am Aufbau der Schilder kommt es allerdings nicht mehr, es kann sich also bei den Vorgängen nur mehr um eine ontogenetische Wiederholung früherer Zustände handeln, bei denen es noch zu einer

Schmelzabsonderung kam. Hier liegt aber eine neue Schwierigkeit: der durch das Einwuchern der einwachsenden Bindegewebszellen abgetrennte Epidermiskomplex, den wir nach den in ihm vorgehenden Veränderungen als ein rudimentäres Schmelzorgan anzusehen haben, liegt unter dem eigentlichen Schuppenkeim; es muss also an der Unterseite der künftigen Schuppe Schmelz abgesondert sein. Auf diese Schwierigkeit macht auch Hase bei der Besprechung der Befunde von Kasanzeff aufmerksam: „Angenommen bei Syngnathus wäre, analog der Schmelzbildung in Placoidschuppen und -Zähnen, die Epidermis wirklich noch beteiligt bei der Schuppenentwicklung, so müssten diese Komplexe doch wenigstens distal liegen, d. h. näher der Epidermis, ihrer Matrix und nicht proximal unter später gebildetem Knochengewebe, das wäre ja seltsam." — Wenn man sich aber vorstellt, bei einer typischen, nur etwas in die Breite gezogenen Papille würde nur der untere Teil der sie umgebenden Epidermiskuppe Schmelz absondern, so liegt diese Abscheidung naturgemäss unter dem Bindegewebe des Dentinkeims (Textfig. 2 zeigt einen derartigen hypothetischen Fall); wir haben so genau dasselbe Bild vor uns, wie es Nerophis zeigt (Fig. 10), nur mit dem Unterschied, dass es bei den Syngnathiden gar nicht mehr zu einer Abscheidung aus der Epidermis kommt. Bei einer derartigen Entstehungsweise ist es dann nicht mehr so paradox, „wenn die obere Schuppenschicht unter der unteren" liegt. Nach einem Zweck derartig rudimentärer Bildungen zu fragen, ist allerdings müssig; es zeigt sich hier, wie es ja so überaus häufig vorkommt, ein bei Vorfahren zweckmässiges Organ nur noch als funktionsloses Rudiment. Dass diese Tendenz, als Rudiment lange Zeit erhalten zu bleiben, bei dem epidermoidalen Schmelzorgan besonders vor-



Textfig. 2.
(Hypothetische) Papille eines Hautzahns mit einseitiger unterer Schmelzabsonderung.
Ep. = Epidermis. S O = Schmelzorgan.
D. K. = Dentinkeim. S = abgelagerter Schmelz.

liegt, ist bekannt: es zeigen sich Reste davon bis zu den Teleostiern, und besonders bei Amia liess es sich in ausgedehntem Maße noch feststellen, wie in der folgenden Darstellung der Entwicklung der Amiatenschuppe zu ersehen sein wird.

Wie bei der Ontogenese sind auch bei der fertig ausgebildeten Hautbekleidung der Syngnathiden Anzeichen vorhanden, die für eine nähere Verwandtschaft mit Placoidorganen sprechen, oder doch beweisen, dass wir es mit einer primitiven Form zu tun haben. Es sind dies folgende Tatsachen:

1. Die Schilder liegen nicht in Schuppentaschen, in denen sie bei den typischen Teleostiern (und auch bei Amia) anzutreffen sind.

2. Der im Laufe der Entwicklung in der Mitte des Schildes auftretende Zapfen oder Stachel durchbricht die Epidermis; in diesem Stadium sehen die Jungen ganz stachlich aus. Dieser Stachel verschwindet aber wieder und „ist bei 60—80 mm langen Individuen nicht mehr sichtbar“ (Schaeff).

3. Die Befestigung der Schilder in der Cutis geschieht in derselben Weise, wie sie an der Basalplatte der Selachier vorkommt.

4. Die Verbindung der Schilder gegeneinander durch dehnbare Bänder ist dieselbe wie bei den Siluroiden, gleichfalls altertümlichen Formen unter den Teleostiern, durch Zwischenschuppenbänder.

5. Die Entwicklung der Schilder beginnt in einem Jugendstadium, bei dem der Dottersack noch in ziemlicher Grösse vorhanden ist (vergl. die Tabelle am Schluss der Arbeit).

B. Amia calva.

1. Entwicklung der Schuppen.

Das Material zu den Untersuchungen über Amia calva bestand aus einer Reihe von Embryonen und Jungfischen in einer Grösse von 5—80 mm. Ich verdanke dieses wertvolle Material der Güte des Herrn Professor Goette, der mir auch ein ausgewachsenes Exemplar aus der Strassburger Sammlung zur Verfügung stellte, an dem ich die fertigen Schuppen untersuchen konnte. So war es mir möglich, Schnitte durch alle Stadien der Schuppenentwicklung zu machen, was um so leichter ging, als bei Amia calva die Schuppenentwicklung vorn früher beginnt und

suczessiv nach hinten fortschreitet, so dass man an einem Tier alle möglichen Stadien findet.

Die Bearbeitung, Färbung, Entkalkung etc. war dieselbe, wie bei den Syngnathiden.

Die Haut der jüngsten von mir untersuchten Embryonen (5—7 mm gross, gemessen bis zur Schwanzspitze) besteht aus 2—3 Reihen Epidermiszellen, zwischen denen ab und zu Schleimzellen eingebettet liegen. Die Cutis ist in diesem Stadium noch ziemlich dünn, ich fand stets nur wenige Lamellen mit dazwischen liegenden Bindegewebszellen, die sich ebenso wie die Epidermiszellen meist in reger Teilung befanden. Die von Hase beschriebene äussere Schicht der Cutis, die unberührt bleiben soll, habe ich bei Amia nie finden können; ich stimme hierin mit Grunelius überein, der sie bei Cyprinus auch nicht antraf. Dagegen konnte ich stets eine scharfe Grenze zwischen Epidermis und Cutis konstatieren, hatte hierin also ein anderes Resultat als Grunelius. Von irgendwelchen Vorgängen, die mit der späteren Schuppenentwicklung im Zusammenhang stehen, fand ich hier noch keine Spur; dagegen waren Sinnesorgane häufig anzutreffen, und zwar schon in vollständig entwickelter Form (Fig. 17).

Zunächst tritt in dem beschriebenen Zustand keine wesentliche Änderung ein, nur nehmen beide Teile an Ausdehnung zu; die Epidermis wird dicker und bekommt mehr Schleimzellen, die Cutis zeigt mehr Lamellen, so dass man an ihr bald zwei Schichten unterscheiden kann: den unteren, immer stärker werdenden lamellösen Streifen, mit wenigen, ganz lang gezogenen Zellen, und den oberen, nicht differenzierten, locker-bindegewebigen Teil, in dem dann später die Entstehung der Schuppen ihren Anfang nimmt.

Die ersten Anzeichen der beginnenden Schuppenentwicklung finden wir bei Exemplaren von 13—15 mm Länge, und zwar vorn im Bereich der Seitenlinie, meist in der Nähe eines Sinnesorgans, stets in der Mitte eines Muskelsegments. Wir sehen hier die untere Lage der Epidermiszellen sich epithelartig anordnen und so eine Bildung annehmen, die an die ersten Vorgänge bei der Anlage eines Schmelzorgans der Selachier erinnert. Doch bleibt dieses Organ, wie ich gleich hier vorwegnehmen will, rudimentär und geht, ohne Schmelz abgesondert zu

haben, in regressiver Metamorphose zu Grund. Hierüber wird weiter unten ausführlich berichtet werden. — Gleichzeitig mit diesen Vorgängen nehmen die unter dieser Zellschicht befindlichen Bindegewebszellen, die für gewöhnlich länglich aussehen, eine mehr rundliche Gestalt an (Fig. 18) und treten zu einem Zellhaufen zusammen, der die Epidermis etwas in die Höhe hebt (Fig. 18 bis 20). Im weiteren Verlauf der Entwicklung vergrössert sich dieser Zellhaufen, der den Schuppenkeim darstellt; er zieht sich in die Länge und nimmt schon jetzt die Lage der künftigen Schuppe an (Fig. 20). Ich erwähne diese frühe Schrägstellung des Schuppenkeims im Gegensatz zu anderen Autoren, die bei Teleostiern eine Absonderung von Hartsubstanz vor einer Schrägstellung beschreiben und darin eine „ontogenetische Rekapitulation" sehen. So sagt z. B. Klaatsch: „Ursprünglich stellt die Teleostierschuppe eine nur aus homogenem Knochengewebe bestehende rhomboidale Platte dar, welche unmittelbar unter der Epidermis gelegen ist, nur durch ihre Bildungszellen von ihr geschieden. Diese Platten liegen der Körperfläche parallel, neben einander, ohne Berührung der Ränder, in schrägen Reihen angeordnet. Dieser Zustand ist die ontogenetische Wiederholung eines Vorfahrenstadiums; durch denselben werden die Teleostier dem Urzustand der Ganoiden angeschlossen. Die dachziegelförmige Deckung und die Bildung der Schuppentasche sind sekundärer Natur." Meine Befunde an Amia zeigen, dass diese Ansichten nicht ohne Vorbehalt angenommen werden können.

Nach Schrägstellung des Schuppenkeims kommt es jetzt zwischen den Zellen zur ersten Abscheidung von Hartsubstanz, und zwar geht dies in folgender Weise vor sich. Die Zellen des Schuppenkeims ordnen sich in zwei Lagen, einer unteren und einer oberen (Fig. 23). Jede der beiden Schichten beginnt eine differente Entwicklung, wie auch die Hartsubstanz, die beide ablagern, in ihrer Struktur und ihrem chemischen Verhalten (Färbbarkeit) sehr verschieden sind. Die Zellen der unteren Schicht gehen von ihrer rundlichen Gestalt zunächst in eine birnenförmige über, ihr spitzer Teil zeigt nach dem Ende des Schuppenteils zu (Fig. 23). Darauf werden sie grösser, strecken sich, ordnen sich in einer Reihe und nehmen dann eine viereckige oder polygonale Gestalt an. Im weiteren Verlauf der Entwicklung beginnen diese Zellen der unteren Schicht Fibrillen

abzuscheiden, die Fibrillen der späteren Faserschicht, aus der der untere Teil der Schuppe besteht.

Die Zellen der oberen Lage entfernen sich nicht so sehr von ihrer ursprünglichen Gestalt, sie lagern sich in einer bis mehreren Reihen und lassen zwischen sich die Erhebungen (Kämme) der oberen Schuppenschicht entstehen. Diese Kämme, die auf Querschnitten als Zähnchen erscheinen, sind die zuerst auftretenden Teile der oberen, von Hofer und Hase „Hyalodentinschicht" genannten Schuppenschicht. Sie entstehen einzeln und unzusammenhängend, ihr basaler Teil ist nicht eben, sondern leicht konvex gekrümmt (Fig. 22 rechts). Ihre Spitze ist zunächst noch ganz von den sie bildenden Zellen umhüllt. Erst bei ihrem Grösserwerden treten die unteren Teile zusammen und bilden zuerst eine ganz dünne, dann durch weitere Ablagerungen dicker werdende zusammenhängende Schicht, die aber an den Stellen, wo die Zähnchen aufsitzen, immer noch eine nach unten konvexe Form erkennen lässt. Diese obere „Hyalodentinschicht" färbt sich mit Haematoxylinfarbstoffen intensiv, mit Eosin nur wenig, ich finde hier also dasselbe Verhalten, wie es Hase angegeben hat. Die die obere Schicht abscheidenden Zellen werden nach und nach ganz aufgebraucht, man findet bei älteren Stadien nur noch Reste von ihnen, eng an die abgelagerte Hartsubstanz angelagert, die bald noch als Zellen erkennbar sind, bald nur noch als feine Striche auf den Schnitten erscheinen (Fig. 24 und 25). An den Rändern der Schuppenanlage gehen beide Zellschichten, die untere und die obere, in einander über; sie bilden hier einen dichten Haufen undifferenzierter Zellen, neues Material für beide Schichten (Fig. 24 und 25). Von diesen Zellhaufen ragt der untere tief in die lamellöse Schicht der Cutis hinein, während der obere die Epidermis berührt und sie nach aussen drängt, so dass sie hier auch viel dünner ist als sonst. Bei dem nun eintretenden Überlagern der Schuppen, hervorgerufen durch ihr stetiges Wachstum, wird auch die Epidermis veranlasst, sich der hervorragenden Spitze der Schuppe anzupassen; die dachziegelartige Überlagerung der Schuppe wird nun auch äusserlich sichtbar. Ein Herabwuchern der Epidermis unter die Schuppe und eine dadurch veranlasste Bildung von Epidermiszapfen und ihnen entsprechenden Epidermislücken, wie sie bei Teleostiern vorkommen, konnte ich bei Amia nicht

finden. Die Epidermis ist unterhalb der Stellen, an denen sie durch den vorwachsenden Schuppenkeim „bruchsackartig vorgestülpt“ wird, etwas dünner als sonst, läuft aber in gerader Richtung weiter, ohne irgendwelche Fortsetzung nach unten oder hinten auszusenden. In diesen Zapfen und Lücken der Teleostier-Epidermis können wir, wie ich glaube, eine weitere Fortentwicklung sehen, die bei Amia noch nicht zur Ausbildung gekommen ist. Durch ihr Fehlen bei Amia erweist sich auch die Angabe von Klaatsch als hinfällig, durch diese Zapfen würden die unteren, schuppenbildenden Zellen aus der Epidermis ins Mesoderm geschafft; ebenso hinfällig auch die schon früher widerlegte Ansicht Vogts, „die Schuppen lägen in epithelialen Taschen“.

Ehe wir zur Beschreibung der fertigen Amia-Schuppe kommen, muss ich noch die Vorgänge in der basalen Epidermisschicht nachtragen, sowie mit einigen Worten der Bildung der Schuppentasche gedenken.

Wie erwähnt, ordnen sich die Zellen der unteren Epidermisschicht zu derselben Zeit, in der die Zellen des Coriums zum Schuppenkeim zusammentreten, zu einer Reihe von Zellen an, die durch Grösse und Form von den übrigen Epidermiszellen sich auszeichnen. Sie sind grösser, haben eine kubische Gestalt, lassen kleine Zwischenräume zwischen sich und zeigen einen grösseren, bläschenförmigen Kern (Fig. 19). In dem Maße nun, in dem der Schuppenkeim grösser wird, ziehen sich diese basalen Epidermiszellen in die Länge und werden schliesslich länglich-zylindrisch, wie Fig. 21 zeigt. Diese Entwicklung hat ihren Höhepunkt erreicht zu der Zeit, in der im Schuppenkeim Hartsubstanz aufzutreten beginnt. Von nun an nehmen diese Zellen in regressiver Metamorphose ihre frühere kubische Gestalt wieder an und beginnen dann allmählich ganz zu verschwinden (Fig. 22), doch sind sie häufig noch länger zu erkennen; besonders an der Stelle, an der Schuppenanlagen an die Epidermis herantreten, sieht man sie noch häufig, auch wenn bereits die Schuppe ihre definitive Form erhalten hat; sie sind also länger sichtbar, als bei Teleostiern angegeben wird. Im übrigen aber bestätige ich hier vollkommen frühere Beobachtungen, und sehe auch wie Hofer, Hase, Grunelius u. a. in dieser Bildung ein rudimentäres Schmelzorgan, das nur bei Amia sich länger hält

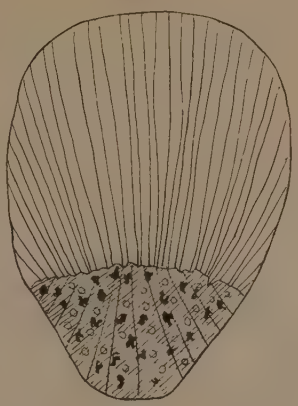
und eine grössere Ausdehnung gewinnt, als bei den Teleostiern. Dass aber diese basalen Epidermiszellen mit der Bildung der definitiven Schuppe etwas zu tun haben, halte ich für völlig ausgeschlossen; nie habe ich bemerkt, dass sie durch Teilung Material aus der Epidermis in das Bindegewebe befördern, stets fand sich eine deutliche Grenze zwischen beiden Teilen der Haut.

Die Bildung der Schuppentasche beginnt bald nach dem ersten Erscheinen der Ablagerungen und dem Auftreten der Kämme. Ihre Form und Entstehung ist von anderen Autoren schon öfters beschrieben worden, und ich tue dieser aus lockerem Bindegewebe bestehenden Umhüllung der Schuppe nur deshalb Erwähnung, um zu zeigen, dass sie auch hier vorkommt und sich Amia darin ebenfalls an die Teleostier völlig anschliesst.

Es bleibt zum Schluss noch übrig, über die Form und Zusammensetzung der fertigen Schuppen etwas zu sagen, bezw. das nochmals zusammenzufassen, was sich aus der Beschreibung ihrer Entwicklung ergibt.

Die Schuppe gleicht in ihrem äusseren Habitus vollkommen der typischen Zykloidschuppe der Teleostier (Textfig. 3), d. h. ist eine biegsame Platte aus Hartsubstanz von „länglich gerundetviereckiger Form", also keineswegs wirklich zyklisch, wie ja auch die meisten Teleostier ebensowenig eine kreisrunde Form der Schuppe zeigen. Sie besteht aus zwei Schichten:

1. Der unteren Faserschicht, zusammengesetzt aus Fibrillen. Sie ist verknöchertes Bindegewebe und entspricht dem unteren Teil der Basalplatte eines Placoidorgans. Genauere Feststellungen über Lagebeziehung, Verkittung etc. der Fibrillen, wie sie z. B. Hase beschrieben hat, liessen sich nicht machen; wahrscheinlich war das Material nicht in geeigneter Weise fixiert oder lag schon zu lange im Alkohol.



Textfig. 3.
Amia calva.
Schuppe eines 8 cm langen Tieres; am unteren Teil noch von Epidermis (mit Pigment- und Schleimzellen) bedeckt.
Obj. I, Oc. I.

2. Der oberen hyalinen Schicht mit Leisten oder Kämmen, die aber bei Amia nicht zirkulär die Schuppe durchziehen, sondern vom Mittelpunkt ausgehend mit kurzer Umbiegung der Längsrichtung folgen, also in ihrer Hauptstrecke parallel den Seiten laufen, so dass man sie auf Längsschnitten nicht trifft, während sie auf Querschnitten als kleine Zähnchen erscheinen. Hofer nennt diese Schicht Hyalodentinschicht wegen „ihres hyalinen Aussehens einerseits, andererseits weil sich dieselbe als Homologon des Dentins erweist". Die typische Struktur des Dentins fehlt ihr aber ganz, und ich halte es daher für unrichtig, sie dem Dentin homolog zu setzen. Ihrer Entstehung nach kann man sie ja als Dentin ansehen, aber auch ebenso gut als einen Teil, und zwar den oberen, der Basalplatte, da ja auch bei den Selachiern am Übergang zwischen diesen beiden Teilen die Grenze nur schwer festzustellen ist. Und für den oberen Teil der Basalplatte möchte auch ich diese obere Schicht halten, gleichlautend mit Hase, der trotz dieser seiner Auffassung den Namen Hyalodentinschicht beibehalten hat. Zittel nennt die obere Schicht der Amiaschuppe manchmal Schmelz-, manchmal Ganoinschicht, ein Irrtum, der schon von Klaatsch korrigiert worden ist. Eine Homologisierung der drei Schichten Schmelz, Ganoin und Hyalodentin oder eine Ableitung der einen von der anderen halte ich für falsch, höchstens eine Gleichheit der Funktion wäre zu konstatieren.

2. Zusammenfassung.

Fassen wir die gefundenen Resultate noch einmal zusammen. Amia calva besitzt ein Schuppenkleid, das im wesentlichen ganz dem der Teleostier gleicht, aber doch in einigen Punkten Abweichungen besitzt; und zwar sind es Abweichungen derart, dass wir aus ihnen auf eine etwas primitivere Form schliessen müssen. Ich meine erstens das Schmelzorgan, das Erbteil der Selachier. Es hat bei Amia eine grössere Ausdehnung und längere Dauer als bei den typischen Teleostiern, z. B. Cyprinus u. a. Die erst-kubischen Zellen machen auch noch die Veränderungen mit durch, die bei den Placoidorganen der Abscheidung des Schmelzes vorangehen: sie werden zylindrisch, um aber dann, ohne eine Funktion ausgeübt zu haben, wieder zu verschwinden. Dass es sich um ein rudimentäres Organ handelt, welches gar keinen Einfluss mehr auf die spätere

Schuppenentwicklung besitzt und die Tendenz hat, überhaupt zu verschwinden, können wir daraus ersehen, dass diese Zellreihe manchmal schon viel früher nicht mehr anzutreffen ist. Dasselbe zeigt sich in noch ausgedehnterem Maße bei den Teleostiern, wo diese basale Epidermisreihe lange nicht so regelmässig anzutreffen ist, wie bei Amia. So sind z. B. die Basalzellreihen nach Grunelius bei Cyprinus „in der Entwicklungszeit der Schuppenanlage im allgemeinen nur selten zu sehen", ein weiterer Beweis für obige Behauptung.

Zweitens möchte ich hierzu das Nichtvorhandensein der Epidermisfortsätze und der ihnen entsprechenden Lücken rechnen, die bei den Teleostiern vorhanden sind und wohl eine Neuerwerbung, bezw. Weiterfortbildung darstellen, wahrscheinlich zu dem Zweck, eine grössere Beweglichkeit der Schuppen gegeneinander zu gewährleisten. Anfänge hierzu glaube ich übrigens doch schon bei Amia gefunden zu haben: wie erwähnt, geht die Epidermis an den Stellen, an denen die Schuppen übereinandergreifen, in gerader Strecke weiter; an diesen Stellen setzt sich häufig strafferes Bindegewebe an, das besonders bei der Bewegung des Tieres einen Zug auf die Ansatzstelle ausgeübt haben wird. Hierdurch mag vielleicht im Verlauf der Entwicklung die Epidermis veranlasst worden sein, herabzuwachsen und so die Bildung dieser Zapfen und Lücken entstanden sein.

C. Einige andere untersuchte Fische.

Ausser den Formen, deren Schuppenentwicklung ich genauer beschrieben habe, wurden zum Vergleich noch mehrere andere Fische wie Cyprinus, Leuciscus, Crenilabrus u. a. m. untersucht, um für einige Fälle eine Bestätigung von Untersuchungen zu erhalten, die schon früher über die Morphologie und Ontogenese der Teleostier-Schuppe gemacht worden waren. Diese Beobachtungen sind an den betreffenden Stellen schon berücksichtigt worden. Ferner machte ich auch Schnitte durch einige 12—25 mm grosse Jugendstadien von Lepidosteus osseus; sie erwiesen sich leider als zu klein, um auch nur Anfänge der Schuppenontogenese zu zeigen. Die Entwicklung setzt nach Nickerson erst bei ca. 12 cm langen Tieren ein. Die Haut der mir zur Untersuchung vorliegenden Stadien war beinahe gleich gebildet wie die von 10 mm langen Amia-Embryonen,

zeigte also eine undifferenzierte Epidermis und darunter liegendes, dünnes Corium mit geringer Lamellenbildung, wie es in Fig. 17 von Amia gezeichnet ist. Der einzige Unterschied ist das Vorhandensein von grossen Schleimzellen, die die Epidermis so reichlich durchsetzen, dass sie dadurch ganz blasig aussieht. Endlich sollte Gastrosteus aculeatus noch zur näheren Untersuchung herangezogen werden, der durch seine Stacheln und seine atypischen Seitenschilder, die in ihrer Form den Knochenplatten der Syngnathiden ähneln, gute Resultate versprach. Da ich aber erfuhr, dass in Jena eine Arbeit über Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Gastrosteusschilder in Angriff genommen sei, verzichtete ich darauf, eine nähere Untersuchung an diesem Objekt weiter zu führen; ich verzichte ferner vorläufig darauf, die von mir gefundenen Resultate hier näher zu publizieren und werde sie nur bei der allgemeinen Betrachtung der Schuppenentwicklung berücksichtigen.

Schlussbetrachtung.

Bei einem Vergleich zwischen den Syngnathidenschildern und den Schuppen von Amia lassen sich neben grossen Verschiedenheiten im einzelnen eine Anzahl Homologien feststellen: über ihre gleiche Funktion besteht ja kein Zweifel. Beide Arten der Hautverknöcherung nehmen ihre Entstehung aus mesodermalen Elementen; sie bestehen aus Knochengewebe und besitzen keine Dentinröhrchen, sind also beide den Basalplatten der Placoidorgane homolog zu setzen; beide sind auch auf der Oberfläche mit Leisten und Kämmen versehen. Während aber Amia in der regelmässigen Anordnung der Leisten und durch Ausbildung einer Hyalodentinschicht sich an die typischen Cycloidschuppen der Teleostier eng anschliesst, finden wir bei den Syngnathiden eine grössere Unregelmässigkeit der Oberflächengestaltung, auch eine so ausgesprochene Oberflächen**schicht** sehen wir nicht, wie sie bei der Ausbildung des Hyalodentins vorliegt, das wahrscheinlich eine Neuerwerbung innerhalb der Entwicklung der Cycloidschuppe darstellt.

Dass durch Amia ein Übergang zu den echten Teleostiern vermittelt würde, vermuteten schon **Hertwig** und **Hofer**; doch war anzunehmen, dass sich Amia weit mehr als Übergangsform

erweisen würde, als sich durch die Untersuchung der Entwicklungsgeschichte herausgestellt hat.

Während so Amia kaum Unterscheidungsmerkmale von den Teleostiern im allgemeinen besitzt, können wir im Integument der Syngnathiden eher ein Übergangsstadium von Selachiern zu Teleostiern finden, da viele morphologische Merkmale sowie die Entwicklungsgeschichte auf Placoidorgane hinweisen. Derartige Formen von Hautverknöcherungen, die sich mit Hautzahnbildungen phylogenetisch verknüpfen lassen, sind auch von anderen Autoren beschrieben worden. So schliesst sich in der Entstehung seiner Hautstacheln und der Dentinbildung Cyclopterus lumpus eng an die Selachier an. Wie Hase beschrieben hat, entstehen seine grossen Stacheln durch Zusammenwachsen vieler Zahnpapillen. „Überhaupt steht der gesamte Panzer dem Schuppenkleid der Selachier näher, als dem der Teleostier."

Aus einer Art modifizierter Zahnpapille entstehen nach Goette auch die dorsalen Schilder von Acipenser. „Sie beweisen durch ihre Entwicklungsgeschichte die nahen Beziehungen zwischen den knöchernen Flossenstrahlen und einfachen Hautknochenschildern."

Die Siluriden Hypostoma und Callichthys sind, wie Hertwig und Gegenbaur angeben, durch die Ausbildung von bleibenden, mit echtem Schmelz versehenen Zähnchen ausgezeichnet, die jedoch am Aufbau der Schilder nicht direkt beteiligt sind. Sie sitzen vielmehr nur lose auf eigentlichen, basalplattenähnlichen Knochenschildern auf, die ähnlich gebaut sind, wie die von Nerophis und Syngnathus.

Embryonal werden bei Lepidosteus osseus noch Zähnchen mit echter Schmelzkappe angelegt, die aber im Laufe der Entwicklung wieder reduziert werden und verschwinden, wie Nickerson angibt.

Syngnathus acus und Nerophis ophidion zeigen die beschriebenen an Placoidorgane erinnernden Merkmale in ihrem Integument; mit ihren Hautverknöcherungen haben eine grosse Ähnlichkeit die Seitenschilder von Gastrosteus aculeatus, die von mir untersucht wurden. Es treten aber bei ihrer Ontogenese nicht solche Vorgänge in der Epidermis auf, wie bei den von mir untersuchten Lophobranchiern; die Art der Entwicklung

scheint vielmehr dieselbe zu sein, wie die der typischen Teleostier.

Wenn noch weitere Untersuchungen über Morphologie und Entwicklung über atypische Hautverknöcherungen der Fische vorliegen, werden sicher noch mehr derartige ererbte Bildungen zu konstatieren sein. Zeigen doch auch noch die echten Teleostier in ihrem rudimentären, in regressiver Metamorphose wieder verschwindenden Schmelzorgan Reste eines Stadiums, bei dem die Epidermis am Aufbau der Schuppe beteiligt war. So treten sicher noch mehr Fälle von ähnlichen Abspaltungen auf, wie sie sich bei den Syngnathiden zeigten. Bald regelmässig als ontogenetische Rekapitulation, bald unregelmässig als nur bei einzelnen Individuen wahrnehmbarer atavistischer Rückschlag werden Ablösungen und Abwanderungen von Epidermiskomplexen oder nur einzelnen Epidermiszellen vorkommen. So mag auch das von Grunelius in der Cutis des Spiegelkarpfens angetroffene, schleimzellenartige Gebilde durch eine derartige Herabwucherung von Schmelzorganresten in das Bindegewebe gekommen sein.

Solche Beobachtungen sind dann schwer zu deuten und hieraus mögen auch die zum Teil ganz entgegengesetzten Meinungen über die Beteiligung des Ectoderms an der Schuppenbildung herrühren, da derartigen Fällen bald mehr, bald weniger Gewicht beigelegt wird, je nachdem sie Anhängern oder Gegnern der „ectodermalen Skleroblastentheorie" zur Untersuchung vorlagen.

Tabelle über Beginn und Ende der Schuppenentwicklung.

Scymmus sp.	17	cm	Schuppen in Entwicklung.
Acanthias vulg.	8	„	„ „ „
„ „	15	„	fertigen Schuppen
Spinax niger	15	„	„ „
Mustelus laevis	18	„	„ „
Acipenser sturio	12	„	Schuppen in Entwicklung
„ rhuten.	12	„	„ „ „
Lepidosteus osseus	2,5	„	keine Schuppen-Entwicklung
„ „	12	„	Schuppen in Entwicklung
„ „	18	„	fertige Schuppen

Amia calva	1,5 cm	Beginn der Entwicklung
„ „	3,5 „	Ende der Entwicklung
Salmo fario	2 „	keine Schuppen-Entwicklung
„ „	3 „	Beginn der Entwicklung
„ „	6 „	Ende der Entwicklung
Cyprinus carpio	1,7 „	Beginn der Entwicklung
Cobitis-Arten	4 „	Schuppen in Entwicklung
Tinca vulgaris	6 „	„ „ „
Leuciscus rutilis	2 „	„ „ „
Anguilla vulg.	17 „	„ „ „
Gadus callarvas	3 „	„ „ „
Solea vulgaris	3 „	fertige Schuppen
Perca fluviatilis	2 „	Beginn der Entwicklung
Gastrosteus aculeat.	1,3 „	Schuppen in Entwicklung
Cyclopterus lumpus	3 „	„ „ „
Mullus barbatus	2 „	„ „ „
Syngnathus acus	0,6 „	Beginn der Entwicklung
„ „	3,5 „	Ende der Entwicklung
Nerophis ophidion	0,4 „	Beginn der Entwicklung
„ „	1,5 „	Schuppen noch in Entwicklung

Literaturverzeichnis.

1. Agassiz, Alex.: On the young stages of some osseous fishes. III. Proc. of the American Acad. of Arts and Sciences, Vol. XVII, 1882.
2. Agassiz, L.: Recherches sur le poissons fossiles, Neuchâtel 1833—1845.
3. Derselbe: Remarques sur la structure des écailles des poissons. Ann. d. Sc. natur., 2. Sécr., T. XIII, 1840.
4. Derselbe: Observations sur la structure et le mode d'acroissement des écailles des poissons, et réfutation des objections de M. Mandl. Ann. d. Sc. natur., 2. Sécr., T. XIV, 1840.
5. Allis, Eduard Phleps: The anatomie and development of the Lateral Line System of Amia calva. Journal of Morphology Vol. II.
6. Balfour, F. and Parker, W. N.: On the structure and development of Lepidosteus. Phil. Transactions of the Roy. Soc. of London, Part. II, Vol. CLXXIII, 1882.
7. Baudelot, M. E.: Recherches sur la structure et le développement des écailles des poissons osseux. Part. I—II. Arch. de Zool. expér. et gén., T. II, 1873.
8. Burckhardt, R.: Die Entwicklungsgeschichte der Verknöcherungen des Integumentes und der Mundhöhle der Wirbeltiere. Kap. 4, Bd. IV, in O. Hertwig: Handb. d. Entwicklg. d. Wirbeltiere, Jena 1906.

9. Gegenbaur, C.: Über primäre und sekundäre Knochenbildung mit besonderer Beziehung auf die Lehre vom Primordialcranimum. Jen. Zeitschr., Bd. III, 1867.
10. Derselbe: Über die Bildung des Knochengewebes. II. Mittlg. Jen. Zeitschr., Bd. III, 1867.
11. Derselbe: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen, Bd. I, Leipzig 1898.
12. Goette, A.: Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Wirbeltiere. II. Die Wirbelsäule und ihre Anhänge. Arch. f. mikroskop. Anatomie, Bd. XV, 1878.
13. Derselbe: Zur Morphologie der Haare. Arch. f. mikroskop. Anatomie, Bd. IV, 1868.
14. Derselbe: Lehrbuch d. Zoologie. Leipzig 1902.
15. Grunelius, A., Freiherr von: Über die Entwicklung der Haut des Karpfens. Jen. Zeitschr., Bd. XLIX, 1912.
16. Guenther, A.: Description of Ceratodus, a genus of Ganoid fishes recently discovered in rivers of Queensland, Australia. Phil. Trans. Roy. Soc. London, Vol. CLXI, Part. III, 1871.
17. Derselbe: Cataloque of Acanthopterygian fishes in the collection of the British Museum, Vol. III, 1861.
18. Harrison, R. G.: Ectodermal or mesodermal origin of Teleosts. Anat. Anz., Bd. X, 1895.
19. Hase, Albr.: Über das Schuppenkleid der Teleostier. Jen. Zeitschr. Bd. XLII, 1907.
20. Derselbe: Studien über d. Integument von Cyclopterus lumpus. Jen. Zeitschr., Bd. XLVII, 1911.
21. Derselbe: Morphol. Entw. der Ktenoidschuppe. Anat. Anz., Bd. 40. 1911.
22. Hertwig, O.: Über Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jen. Zeitschr., Bd. VIII, 1874.
23. Derselbe: Über das Hautskelett der Fische. I. Morph. Jahrb.. Bd. II, 1876.
24. Derselbe: Desgl. II. Morph. Jahrb., Bd. V, 1879.
25. Derselbe: Desgl. III. Morph. Jahrb., Bd. VII, 1882.
26. Derselbe: Die Zelle und die Gewebe, Jena 1898.
27. Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Bd. IV, Jena 1906.
28. Hofer, B.: Über den Bau und die Entwicklung der Cycloid- und Ctenoidschuppen. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol., München 1889, 1890.
29. Hoyer, H.: Über den Bau des Integumentes von Hippocampus. Anz. d. Akad. d. Wiss. in Krakau, Math.-nat. Kl., No. 3, 1901.
30. Kasanzeff, W.: Über die Entstehung des Hauptpanzers bei Syngnathus acus. Zool. Anz., Bd. XXX, 1906.
31. Klaatsch, H.: Zur Morphologie der Fischschuppen und zur Geschichte der Hartsubstanzgewebe. Morph. Jahrb., Bd. XXI, 1890.
32. Derselbe: Über die Herkunft der Skleroblasten. Morph. Jahrb., Bd. XXI, 1894.
33. Derselbe: Über die Bedeutung der Hautsinnesorgane für die Ausschaltung der Skleroblasten aus dem Ektoderm. Anat. Anz., Bd. X, Ergänz.-Heft, 1895.

34. Kollmann, J.: Zahnbein, Schmelz und Zement. Eine vergleichend-histologische Studie. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXIII, 1873.
35. Koelliker, A.: Über die verschiedenen Typen in der mikroskopischen Struktur des Skelettes der Knochenfische. Würzburg, 1858, 1859. Sitz.-Ber. (Verh.) d. Würzb. physik.-mediz. Ges., Bd. IX.
36. Krause, Wilh.: Die Entwicklung der Haut und ihrer Nebenorgane. Kap. III, Bd. IV in O. Hertwig, Handbuch d. Entw. d. Wirbeltiere. Jena 1906.
37. Leydig, Fr.: Über die Haut einiger Süsswasserfische. Zeitschr. f. Zool., Bd. II., 1851.
38. Derselbe: Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852.
39. Derselbe: Histologische Bemerkungen über den Polypterus bichir. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. V, 1854.
40. Derselbe: Neue Beiträge zur anatomischen Hautdecke und Hautsinnesorgane der Fische. Festschr. z. 100jähr. Best. d. Naturf. Ges. zu Halle a. S., 1879.
41. Derselbe: Zelle und Gewebe. Bonn 1885.
42. Derselbe: Zum Integument niederer Wirbeltiere abermals. Biol. Centralbl., Bd. XII, 1892.
43. Derselbe: Integument und Hautsinnesorgane der Knochenfische. Zool. Jahrb., Bd. VIII, 1895.
44. Lo Bianco, Sviluppo larvale, metamorfosi e biologia della Rriglia di fango (Mullus barbatus L.). Mitt. d. Zool. Stat. Neapel, Bd. XIX, 1908.
45. Mandl, L.: Recherches sur la structure intime des écailles des poissons. Ann. d. Sc. nat., 2. Sécr., T. XI., 1839.
46. Derselbe: Nouvelles observations sur la structure des écailles des poissons. Ann. d. Sc. nat., 2. Sécr., T. XIII, 1840.
47. Maurer, F.: Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig 1895.
48. Merkel, Fr.: Betrachtungen über die Entwicklung des Bindegewebes. Anat. Hefte, Abt. I, Heft 115, Bd. XXXVIII, 1909.
49. Müller, Joh.: Über den Bau und die Grenzen der Ganoiden und das natürliche System der Fische. Abh. d. Königl. Akad. d. Wiss. zu Berlin, 1844.
50. Nickerson, J.: The development of the scales of Lepidosteus. Bull. Mus. comp. Zoology Harvards Coll., Vol. XXIV, 1893.
51. Nussbaum, J.: Materialien zur vergleichenden Histologie der Wirbeltiere. III. Zur Histogenese der Lederhaut und der Cycloidschuppe der Knochenfische. Anat. Anz., Bd. XXX, 1907.
52. Nussbaum u. Kulczycki: Materialien zur vergleichenden Histologie der Hautdecke der Wirbeltiere. Anat. Anz., Bd. XXVIII, 1906.
53. Peters: Bericht über den mikroskopischen Bau der Fischschuppen. Müllers Arch. f. Anat. und Phys., 1841.
54. Rabl, C.: Über die Herkunft des Skeletts. Verh. d. Anat. Ges. Strassburg, 1894.
55. Reissner: Über die Schuppen von Polypterus und Lepidosteus. Arch. f. Anat. u. Physiol., herausgeg. von Reichert und Du Bois-Reymond, 1859.

56. Röse, C.: Über die verschiedenen Abänderungen der Hartgewebe bei niederen Wirbeltieren. Anat. Anz., Bd. XIV, 1898.
57. Schäff, J.: Untersuchungen über das Integument der Lophobranchier. Diss. Kiel, 1886.
58. Schmidt, Bruno: Das Gebiss des Cyclopterus lumpus L. Jena. Zeitschr., Bd. 49, 1912.
59. Schuberg, Aug.: Untersuchungen über Zellverbindungen. I. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXIV, 1903.
60. Derselbe: Desgl. II. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXXVII, 1907.
61. Derselbe: Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Lederhaut der Amphibien. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XC, 1908.
62. Derselbe: Über Zellverbindungen. Verh. d. Anat. Ges., 21. Vers., Jena 1907.
63. Scupin, H.: Vergleichende Studien zur Histologie der Ganoidschuppen. Arch. f. Naturgesch., 62. Jahrg., Bd. I, 1896, Heft 2.
64. Studnicka, F. K.: Drüsenzellen und Cuticulargebilde in der Epidermis von Lepadogaster. Anat. Anz., Bd. XXIX, 1906.
65. Derselbe: Über einige Grundsubstanzgewebe. Anat. Anz., Bd. XXXI, 1907.
66. Derselbe: Die radialen Fibrillensysteme bei der Dentinbildung und im entwickelten Dentin der Säugetierzähne. Anat. Anz., Bd. XXX, 1907.
67. Derselbe: a) Vergleichende Untersuchungen über die Epidermis der Vertebraten. Anat. Hefte, Abt. I, Bd. XXXIX, Heft 117.
68. Derselbe: b) Zur Lösung der Dentinfrage. Anat. Anz., Bd. XXXIV, 1909.
69. Szilly, A. v.: a) Histogenetische Untersuchungen. I. Teil. Anat. Hefte. Abt. I, Bd. XXXIII, 1907.
70. Derselbe, b: Die einleitenden Vorgänge zur Bildung der knöchernen Flossenstrahlen in der Schwanzflosse bei der Forelle, zugleich ein Beitrag zur Phylogenese dieser Hartgebilde. Anat. Anz., Bd. XXXI, 1907.
71. Thomson, S.: The periodic growth of scales in Gadidae and Pleuronectidae as an index of age. Plymouth Mar. Biol. Assoc. Journ. 2, Vol. VI and VII, 1904.
72. Tims, H. W. Mareth: On the structure of the Cod. Rep. 72 Meet. Brit. Ass. Advance. of Sc. Belfast 1903.
73. Derselbe: The development, structure and morphology of the scales in some teleostean fish. Quart. Journ. micr. Sc., New S. Vol. XLIX, 1906.
74. Tomes, Ch. S.: On the development of teeth. Quart. Journ. micr. Sc., Vol. XVI, New S., 1876.
75. Derselbe: On the structure and development of vascular dentine. Phil. Transact. of the Roy. Soc. London, Vol. CLXXXIX, 1878.
76. Ussow, S. A.: Die Entwicklung der Cycloidschuppen der Teleostier. Bull. de la Soc. Imp. des Natural. de Moscou, N. Sécr., T. XI, 1897.
77. Vogt, G.: Embryologie des Salmones. In: L. Agassiz, Hist. nat. d. poissons de l'eau douce de l'Europe centrale. Neuchâtel 1842.
78. Derselbe: Quelques observations sur les caractères qui servent à la classification des poissons Ganoides. Ann. des Sc. natur., 3. sécr., T. IV, 1845.

79. Waldeyer, W.: Bau und Entwicklung der Zähne. In: Stricker, Handbuch der Gewebelehre. 1871.
80. Walter, E.: Der Flussaal. Neudamm 1910.
81. Derselbe: Fischkunde. Leipzig 1913.
82. Wiedersheim, R.: Zur Histologie der Dipnoerschuppen. Arch. f. mikr. Anat., Bd XVIII, 1880.
83. Derselbe: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, 7. Aufl. Jena 1909.
84. Williamson, W. C.: On the microscopic structure of the scales and dermal teeth of some Ganoid and plancoid fishes. Phil Transact. Roy. Soc. London, Vol. CXXXIX, Part. II, 1849.
85. Ziegler, H. E.: Die sogenannten Hornfäden der Selachier und die Flossenstrahlen der Knochenfische. Zool. Anz., Bd. XXXIII, 1908.
86. Zittel, K. v.: Handbuch der Paläontologie. Abt. I: Paläozoologie. Bd. III. München und Leipzig 1887.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XVIII—XIX.

(Die Epidermis ist überall schraffiert gezeichnet.)

Tafel XVIII.

Fig. 1—9 Syngnathus acus, desgl. 13 u. 14. Fig. 10—12 Nerophis ophidion, Fig. 17 u. 18 Amia calva.

Fig. 1. Schnittserie durch einen 8 mm langen Embryo von Syngnathus acus.
Fig. 2. Frontale Schnittserie durch einen $7^1/_2$ mm langen Embryo.
Fig. 3. Frontalschnitt durch einen Embryo von 7 mm Länge. Fig. 1—3 verkleinert auf $^2/_3$ Grösse.
Fig. 4. Längsschnitt durch 10 mm langen Embryo.
Fig. 5. Querschnitt durch 11 mm langes Tier.
Fig. 6. Querschnitt durch 14 mm langes Tier.
Fig. 7. Querschnitt durch 20 mm langes Tier (etwas schematisiert). Fig. 1—7 Immers. $^1/_{12}$, Oc. I.
Fig. 8. Querschnitt durch Schuppenanlage von 25 mm langem Tier.
Fig. 9. Frontalschnitt durch die Haut eines 30 mm langen Tieres (links vorn, rechts hinten). Obj. V, Oc. I.
Fig. 10. Schnittserie durch Anlagen von Hautschildern eines 11 mm langen Embryos von Nerophis ophidion; rechts (vorn) ältere, links (hinten) jüngere Anlagen. Immers. $^1/_{12}$, Oc. I.
Fig. 11. Frontalschnitt durch 6 mm langen Embryo; rechts (vorn) ältere Anlage. Immers. $^1/_{12}$, Oc. I.
Fig. 12. Querschnitt durch die Anlage eines Hautschildes. Immers. $^1/_{12}$, Oc. I.
Fig. 13. Querschnitt durch Schild eines halberwachsenen Tieres. Obj. III, Oc. I.
Fig. 14. Querschnitt durch Hautschild eines erwachsenen Tieres. Obj. III, Oc. I. Fig. 4—14 verkleinert auf $^3/_4$ der Grösse des Originals.

Fig. 17. Frontalschnitt durch die mittlere Region eines 10 mm langen Tieres von Amia calva. Obj. V, Oc. I.
Fig. 18. Frontalschnitt durch 22 mm lange Amia calva. Immers. 1/12, Oc. I.

Tafel XIX.

(Sämtliche Figuren sind von Amia calva und auf 2/3 verkleinert.)

Fig. 19. Frontalschnitt durch die Schwanzregion eines 25 mm langen Tieres. Immers. 1/12, Oc. I.
Fig. 20. Frontalschnitt durch die Mitte eines 31 mm langen Tieres.
Fig. 21. Frontalschnitt durch Amia calva; Länge 32 mm. Immers. 1/12, Oc. I.
Fig. 22. Querschnitt durch mittlere Region einer 40 mm langen Amia calva. Obj. V, Oc. I.
Fig. 23. Frontalschnitt durch Amia; Länge 31 mm. Obj. V, Oc. I.
Fig. 24. Amia calva, 40 mm lang; Frontalschnitt.
Fig. 25. Querschnitt durch 35 mm langes Tier.

Lebenslauf.

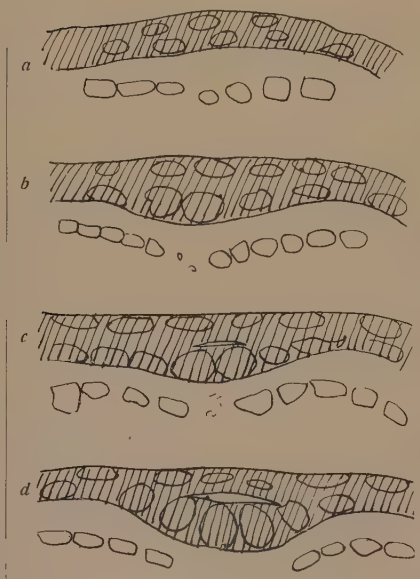
Ich bin geboren am 25. Oktober 1887 in Gotha als Sohn des Verlagsbuchhändlers Johannes Goetsch. Nach Absolvierung des Gymnasium Ernestinum zu Gotha besuchte ich 3 Semester die Universität München, darauf 1 Semester die Universität Berlin, wo ich philosophische und naturwissenschaftliche Vorlesungen hörte. Im Frühjahr 1911 übersiedelte ich nach Strassburg i. E., wo ich den Rest meiner Studienzeit blieb und mich hauptsächlich mit zoologischen, botanischen, geologischen und geographischen Studien beschäftigte.

Allen meinen Lehrern möchte ich an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aussprechen, besonders aber fühle ich mich verpflichtet, Herrn Professor Dr. A. Goette für die überaus zahlreichen Anregungen, die er mir während meiner Arbeitszeit im Zoologischen Institut sowie bei der Abfassung dieser Arbeit in so reichem Maße zuteil werden liess, meinen wärmsten Dank auszusprechen.

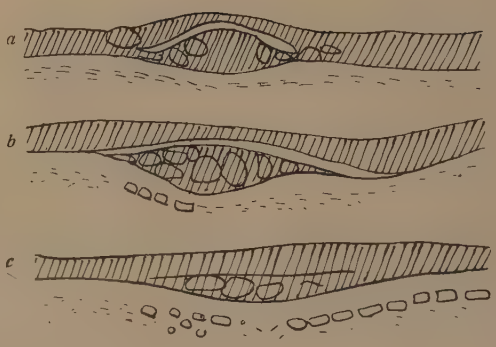
Strassburg, April 1914.

Wilhelm Goetsch.

1

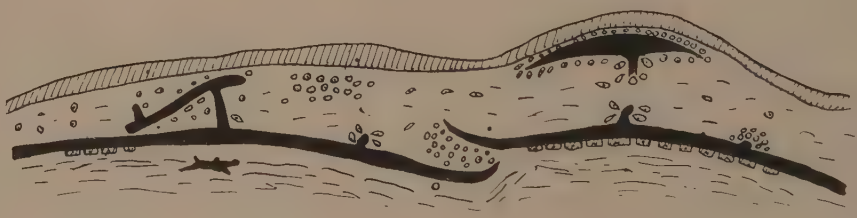


2



3

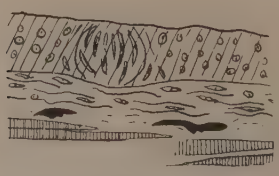
9



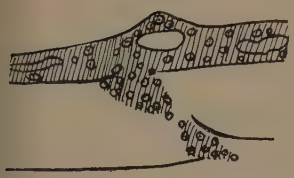
11

12

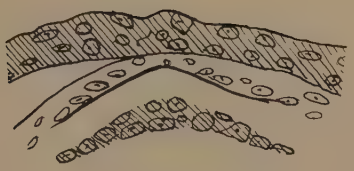
17



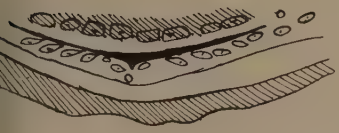
4



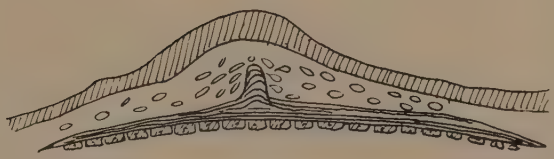
5



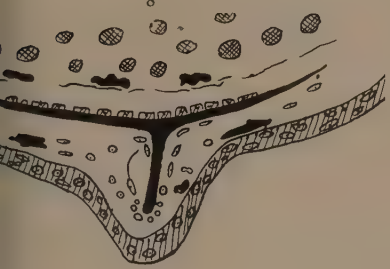
6



7

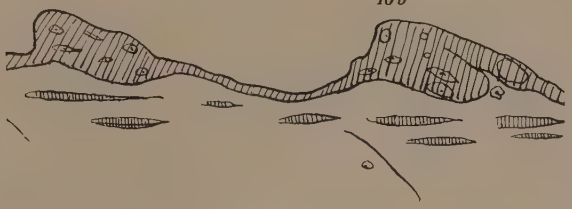


8

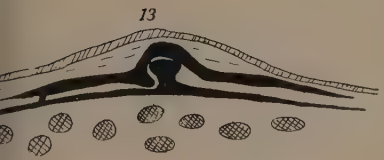


10a

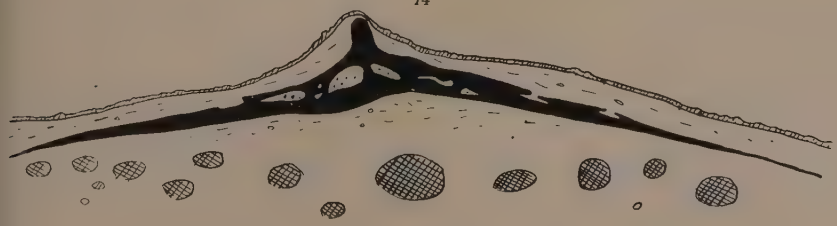
10b



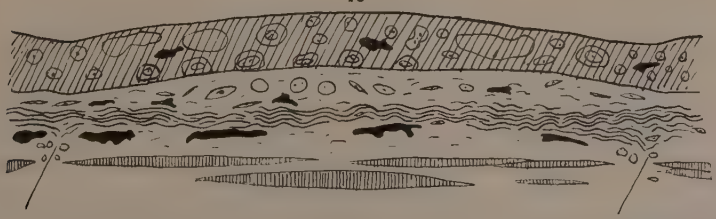
13



14

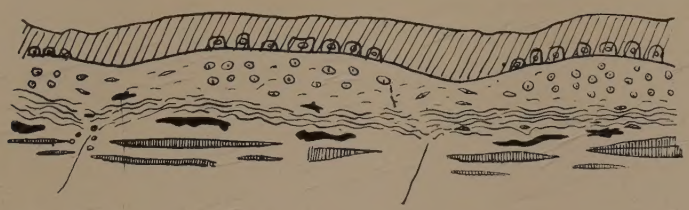


18

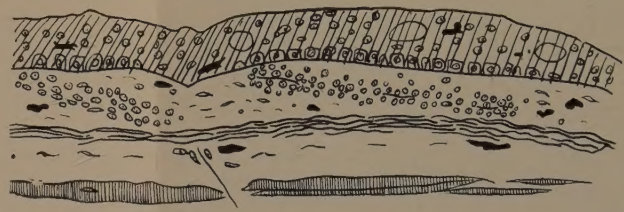


Meisenbach Riffarth & Co., München.

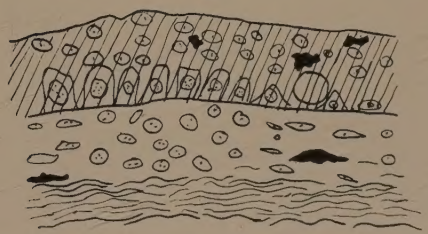
19



20

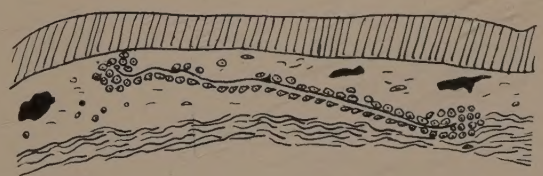


21

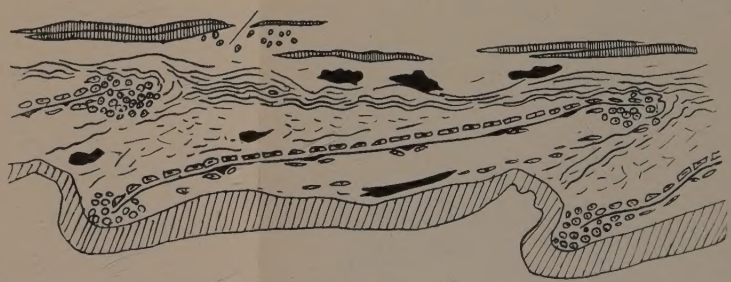


22

23



24



25

Meisenbach Riffarth & Co., München.